云 南 植 物 研 究 1992; 14 (4): 347—352
Acta Botanica Yunnanica

云杉核型的研究兼论云杉属的进化地位*

李林初
(复旦大学生物系，上海 200433)

摘要 本文分析了我国特产树种云杉 *Picea asperata* 的核型，K(2n)=24=20m+4sm，属 2A 类型，染色体相对长度组成为 $2n=24=2L+12M_2+8M_1+2S$。云杉属植物（22 种、变种）的核型全由臂比小于 2 的中部和近中着丝粒染色体构成，是较为原始的核型。根据松科各属核型的比较，作者讨论了云杉属的亲缘关系和进化地位，并得到形态学、解剖学、孢粉学、植化学、生化学及古植物学等的支持。

关键词 云杉；云杉属；松科；核型；进化

A CONTRIBUTION TO THE KARYOTYPE OF PICEA ASPERATA WITH A DISCUSSION ON THE EVOLUTIONARY POSITION OF PICEA (PINACEAE)

LI Lin-Chu
(*Department of Biology, Fudan University*, Shanghai 200433)

Abstract The present paper deals with the karyotype analysis of *Picea asperata* Mast. endemic to China. The karyotypic formula of the species is K(2n)=24=20m+4sm, which belongs to Stebbins′ 2A type and the chromosome complement on relative length is $2n=24=2L+12M_2+8M_1+2S$. The karyotypes of the genus *Picea* (22 species and varieties) are all composed of metacentric and submetacentric chromosomes (see Table 2), which with arm ratio 2 and they are primary ones. On the basis of the comparison among the karyotypes of Pinaceous genera, the author discusses the relationship and evolutionary position of *Picea*, and they are supported by morphology, anatomy, palynology, phytochemistry, biochemistry, palaeobotany and so on.

Key words *Picea asperata; Picea;* Pinaceae; Karyotype; Evolution

松科的云杉属 *Picea* Dietr. 约含 40 种，分布于北半球[1]。已有许多国内外学者[2—8]作过有关种的核型分析或染色体观察，但该属的进化地位则未见深入讨论。Stebbins[9]指出染色体研究常为进化学家和系统发生学家提供有价值的指路明灯。本

1991 年 7 月收稿，1992 年 1 月定稿。
* 国家自然科学基金资助项目。

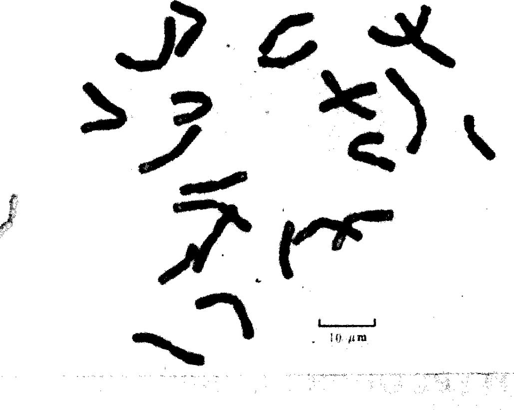
文进行了我国特产树种云杉 *Picea asperata* Mast。的核型分析，结合前人的细胞学结果作了科内属间的比较，并联系解剖学、孢粉学、植化学、古植物学等资料来探讨云杉属的亲缘关系和进化地位，为研究松科的系统演化提供必要的依据。

材料和方法

试验用云杉种子由四川省马尔康种子检验站1990年提供，凭证标本存复旦大学植物标本室。

种子用60°C温水浸泡4小时后在培养皿中湿润滤纸上25°C保湿培养。取1cm左右长的种子根经0.002mol/l的8-羟基喹啉液预处理4小时后用卡诺氏液（3：1的95%乙醇-冰醋酸）固定24小时，在1 mol/l HCl液60°C解离3分钟后按常规程序制片，改良的苯酚品红液染色。染色体测量数据取5个细胞的平均值。

染色体相对长度系数 I.R.L.核型不对称系数 As·K%的计算，染色体类型和核型类型的划分方法见前文[10]。



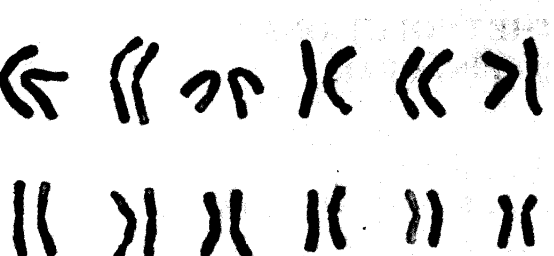


图1.云杉的体细胞染色体形态和核型

Fig. 1. The morphology of somatic chromosomes and karyotype of *Piesa asperata*

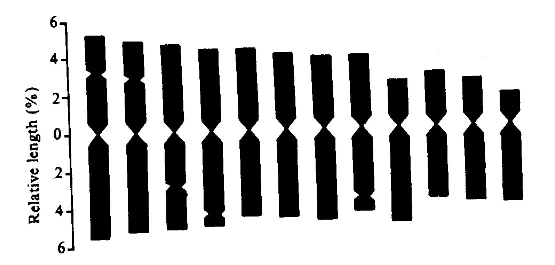


图2.云杉的核型模式图

Fig. 2. The idiogram of *Picea asperata*

观察结果

1. 云杉的核型分析

从50个细胞分裂相确定云杉的体细胞染色体数为2n=24，与Hizume[8]的结果相同。未见染色体非整倍性变异和多倍现象，也未见超数染色体。云杉的染色体长度、臂比和类型见表1，染色体形态和核型及模式图见图1、图2。云杉的核型为K(2n)=24=20m+4sm，除第9和12号染色体具近中着丝粒并臂比大于2外，其余均为中部着丝粒染色体，第1、2号的短臂和第3、4、8号的长臂各有1个次缢痕。染色体相对长度组成为2n=24=2L+12M_2+8M_1+2S。核型的染色体长度比（最长/最短）为1.86，臂比大于2的染色体有2对，占0.166，为2A类型。平均臂比值1.38，A_s·K%=61.16。

2. 云杉属植物的核型资料

笔者将刘玉红等[7]，Hizume[8]，Kuo等[5]报道的22种云杉属植物的核型资料经有关处理和计算后列入表2。由表可见Hizume对云杉的结果与本文的有一定差距，这可能与不同的具体实验条件及核型分析

表1. 云杉的染色体长度、臂比和类型

Table 1. The lengths, arm ratios and types of chromosomes of *Picea asperata*

序号 No.	相对长度(%) Relative length (%)			相对长度系数 Index of relative length (I.R.L.)	臂比 Ratio of arms (long arm / short arm)	类型 Type
	短臂 Short arm	长臂 Long arm	全长 Total			
1	2.02+3.20	5.49	10.71	1.28(L)	1.05	m
2	1.86+2.92	5.17	9.95	1.19(M_2)	1.08	m
3	4.56	2.86+2.24	9.66	1.16(M_2)	1.12	m
4	4.30	4.31+0.64	9.25	1.11(M_2)	1.15	m
5	4.34	4.47	8.81	1.06(M_2)	1.03	m
6	4.04	4.61	8.65	1.04(M_2)	1.14	m
7	3.77	4.75	8.52	1.02(M_2)	1.26	m
8	3.78	3.56+0.86	8.20	0.98(M_1)	1.17	m
9	2.46	4.95	7.41	0.89(M_1)	2.01	sm
10	2.84	3.88	6.72	0.81(M_1)	1.37	m
11	2.40	3.97	6.37	0.76(M_1)	1.65	m
12	1.65	4.11	5.76	0.69(S)	2.50	sm

操作过程中的误差有关。为了客观地反映实验结果，将二者一并列入。

讨 论

1. 云杉属的核型

由表2可见，云杉属22种植物的核型均由中部着丝粒和近中着丝粒染色体组成，它们的染色体长度比（1.66～1.99）都小于2，绝大部分种有1对臂比大于2的染色体（占0.083）而为较原始的2A核型，仅*P. mariana*和*P. sitchensis*没有臂比大于2的染色体则为最原始的1A核型。平均臂比的变化范围1.23～1.50，平均值为1.32；核型不对称系数As · K%的变化范围53.93～58.12，平均值55.89。因此，从总体来看，云杉属的核型是比较对称和原始的。

2. 云杉属的亲缘关系和进化地位

笔者比较了松科各属的核型资料，发现唯有铁杉属*Tsuga*的核型与云杉属的甚为接近。由表2可见该属9种植物的核型[2,5,8,11,12]也都由中部和近中着丝粒染色体组成，它们的染色体长度比（1.62～1.82）均小于2，绝大部分种有1对臂比大于2的染色体（占0.083）而为2A核型，仅长苞铁杉*T. longibracteate*不含臂比大于2的染色体则为1A核型。两属这样相似的核型类型构成在松科内是仅有的，表明了它们的近缘关系及较为原始的进化地位。但铁杉属的平均臂比和As · K%的变异范围分别为1.29～1.61和55.26～60.47，平均值是1.39和56.66，均略高于云杉属，呈现了前者比后者较为进化的趋势。这个趋势在以表2的染色体平均臂比和染色体长度比为纵横坐标的图3上则显得更为形象和清晰。由图可见空心圆点组成的云杉属坐标区P以较低的平均臂

表 2. 云杉属和铁杉属的核型资料

Table 2. The karyotypic data in *Picea* and *Tsuga*

分类群 Taxa	核型公式 Karyotypic formula	平均臂比 Arm ratio in mean	染色体长度比 Ratio (Largest / Smallest)	臂比 > 2 的染色体比例 Proportion of chrom. with arm ratio > 2	核型类型 Type	核型不对称系数 As · K%	作者 Author
Ⅰ. *Picea*							
1. *P. abies*	22m+2sm	1.23	1.74	0.083	2A	53.93	〔8〕
2. *P. asperata*	20m+4sm	1.38	1.86	0.166	2A	55.81	本文
	20m+4sm	1.31	1.92	0	1A	55.61	〔8〕
3. *P. bicolor*	22m+2sm	1.26	1.99	0.083	2A	54.67	〔8〕
4. *P. engelmannii*	20m+4sm	1.31	1.75	0.083	2A	55.97	〔8〕
5. *P. glauca*	22m+2sm	1.31	1.70	0.083	2A	55.40	〔8〕
6. *P. glehnii*	22m+2sm	1.29	1.72	0.083	2A	55.23	〔8〕
7. *P. jezoensis*	22m+2sm	1.34	1.92	0.083	2A	56.03	〔8〕
8. *P. j.* var. *hondoensis*	22m+2sm	1.30	1.83	0.083	2A	55.08	〔8〕
9. *P. j.* var *microsperma*	22m+2sm	1.35	1.82	0.083	2A	56.42	〔7〕
10. *P. koraiensis*	20m+4sm	1.42	1.72	0.083	2A	57.29	〔7〕
11. *P. koyamae*	20m+4sm	1.32	1.99	0.083	2A	55.12	〔8〕
12. *P. mariana*	22m+2sm	1.26	1.85	0	1A	54.65	〔8〕
13. *P. meyeri*	22m+2sm	1.36	1.66	0.083	2A	56.60	〔7〕
14. *P. morrisonicola*	16m+8sm	1.50	1.87	0.166	2A	58.12	〔5〕
15. *P. omorika*	22m+2sm	1.26	1.95	0.083	2A	54.64	〔8〕
16. *P. orientalis*	22m+2sm	1.30	1.81	0.083	2A	55.55	〔8〕
17. *P. polita*	22m+2sm	1.32	1.78	0.083	2A	55.62	〔8〕
18. *P. pungens*	22m+2sm	1.30	1.77	0.083	2A	55.41	〔8〕
19. *P. rubens*	22m+2sm	1.25	1.81	0.083	2A	54.11	〔8〕
20. *P. schrenkiana*	20m+4sm	1.38	1.83	0.083	2A	62.10	〔7〕
21. *P. sitchensis*	24m	1.26	1.78	0	1A	54.74	〔8〕
22. *P. wilsonii*	16m+8sm	1.42	1.68	0.083	2A	57.26	〔7〕
Ⅱ. *Tsuga*							
23. *T. canadensis*	18m+6sm	1.37	1.68	0.083	2A	56.39	〔8〕
24. *T. caroliniana*	14m+10sm	1.61	1.78	0.166	2A	60.47	〔2〕
25. *T. chinensis*	20m+4sm	1.35	1.80	0.083	2A	55.78	〔8〕
26. *T. c.* var. *tchekiangensis*	20m+4sm	1.46	1.80	0.083	2A	57.76	〔11〕
27. *T. diversifolia*	18m+6sm	1.41	1.80	0.083	2A	56.38	〔8〕
28. *T. formosana*	20m+4sm	1.36	1.82	0.083	2A	56.01	〔5〕
29. *T. heterophylla*	22m+2sm	1.32	1.67	0.083	2A	55.62	〔8〕
30. *T. longibracteata*	22m+2sm	1.29	1.62	0	1A	55.26	〔12〕
31. *T. sieboldii*	20m+4sm	1.37	1.66	0.166	2A	56.29	〔8〕

比为特征，实心圆点组成的铁杉属坐标区 T 以较高的平均臂比为特征（从核型的比较来看松科各属的区别主要反映在平均臂比上，它们的染色体长度比较接近），两个坐标区虽然有相当部分重叠，但可见后者明显偏于图的上方，显示其核型较不对称，从而形

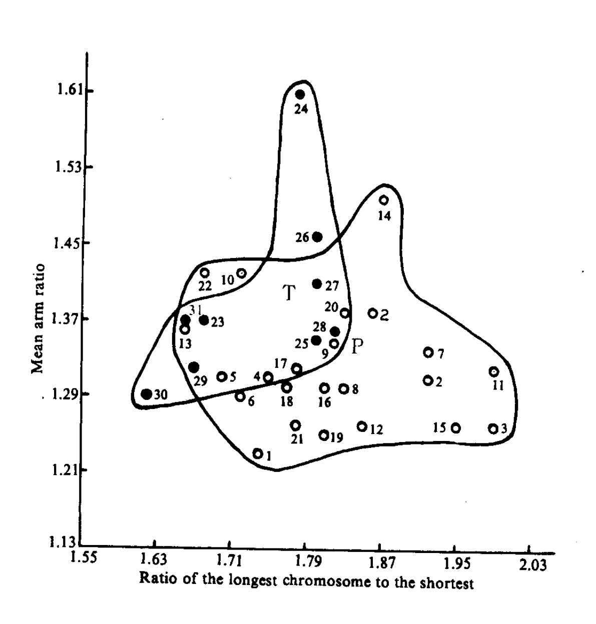


图 3　云杉属(○)和铁杉属(●)的核型

Fig.3　The karyotypes of *Picea* (○) and *Tsuga* (●)

1. *P. abies*, 2. *P. asperata*, 3. *P. bicolor*, 4. *P. engelmannii*, 5. *P. glauca*, 6. *P. glehnii*, 7. *P. jezoensis*, 8. *P. j.* var. *hondoensis*, 9. *P. j.* var. *microsperma*, 10. *P. koraiensis*, 11. *P. koyamae*, 12. *P. mariana*, 13. *P. meyeri*, 14. *P. morrisonicola*, 15. *P. onorika*, 16. *P. orientalis*, 17. *P. ponita*, 18. *P. pungens*,. 19. *P. rubens*, 20. *P. schrenkiana*, 21. *P. sitchensis*, 22. *P. wilsonii;* 23. *T. canadensis*, 24. *T. caroliniana*, 25. *T. chinensis*, 26. *T. c.* var. *tchekiangensis*, 27. *T. diversifolia*, 28. *T. formosana*, 29. *T. heterophylla*, 30. *T. longibracteata*, 31. *T. sieboldii*. P: *Picea;* T: *Tsuga*

象地表明了两者的相近关系及铁杉属较为进化的趋势。Hizume [8] 把云杉属和铁杉属的核型归结为一个类型也表明它们近缘。云杉属和铁杉属存在属间杂种 [13,14] 和 Labreton & Sartre [15] 的化学分类学研究结果也都表明了两者的相近关系。从 Florin [16] 和 David [17] 的化石资料也可见松科中唯有云杉属和铁杉属的化石出现于晚白垩纪和古新世（不考虑 2n=44 的可能处于另一演化途径的金钱松属 *Pseudolarix*），表明古植物学也有力地支持它们较为原始的近缘的细胞学结论。

笔者从松科各属核型资料的比较分析还发现近缘的冷杉属 *Abies* 和油杉属 *Keteleeria* 与云杉属、铁杉属相近并较为进化。这也可从上述的化石资料获得佐证；4 个属的相近关系也与将其纳入同一类群的 Vierhapper [18] 和郑万钧、傅立国 [1] 系统相吻合；它们都具有气囊花粉 [19] 则给予了孢粉学证据；Napp-Zinn 等 [20] 和胡玉熹等 [21] 的解剖学研究结果也表明了它们的近缘关系。核型资料还表明云杉属和松属 *Pinus* 有某种程度的接近，但后者比前者更原始，它可能是松科里较孤立的最原始的类群，这也得到综合资料 [22] 及生化 [23]、古植物学 [16,17] 的支持，亦与 Vierhapper [18]、Pilger [24]、郑万钧、傅立国 [1] 等系统将松属单独构成松亚科 Pinoideae（Pineae）的分类相吻合。

综上所述，胞核学资料表明：较为原始的云杉属比最原始的松属进化，它与比之稍进化的铁杉属最为近缘，两者又与较进化的冷杉属、油杉属相近。该结论不同程度地得到形态、解剖、孢粉、植化、生化和古植物等学科的支持。

致谢　承四川省马尔康种子检验站提供试验用种子；复旦大学生物系摄影室傅文瑜同志协助显微摄影和洗印照片。

参 考 文 献

〔1〕 郑万钧，傅立国. 中国植物志. 北京：科学出版社，1987;**7**:123

〔2〕 Sax K, Sax H J. Chromosome number and morphology in thd conifers. *J Arnold Arb* 1933; **14**: 356—375

〔3〕 Tetrasmaa T. Karyotype analysis of Norway spruce Picea abies (L.) Karst. *Silvae Genet* 1971; **20**: 179—182

〔4〕 Tetrasmaa T. A comparative karyomorphological study of Estonian and Lapland provenances of Picea abies (L.) Karst. *Ann Bot Fennici* 1972; **9**: 97—101

〔5〕 Kuo S R, Wang T T, Huang T C. Karyotype analysis of some formosan Gymnosperms. *Taiwania* 1972; **17**(1):66—80

〔6〕 Teoh S B, Rees H. Nuclear DNA amounts in populations of Picea and Pinus species. *Heredity* 1976; **37**(1):123—137

〔7〕 刘玉红，李懋学. 五种云杉的核型分析. 武汉植物学研究 1985; **3**(3): 203—207

〔8〕 Hizume M. Karyomorphological studies in the Family Pinaceae. *Mem Fas Educ Ehime Univ, Nat Sci* 1988; 8:1—108

〔9〕 Stebbins G L. Variation and Evolution in Plants. New York:Columbia University Press, 1957.

〔10〕 李林初. 秃杉的细胞学研究. 植物分类学报 1986; **24**(5):376—381

〔11〕 李林初. 若干铁杉属植物核型的比较研究. 广西植物 1988; **8**:324—328

〔12〕 李林初. 长苞铁杉的核型分析及其分类学意义. 云南植物研究 1991; **13**(3):309—313

〔13〕 Campo − Duplan V M, Gaussen H. Sur quatre hybrides de genres chez les Abietacees. *Bull Soc Hist Nat Toulouse* 1949; **84**: 95—109

〔14〕 Durrieu − Vabre A. L'Hybride Tsuga−Picea hookeriana et ses parents etude chromosomique et caryologique. *Bull Soc Hist Nat Toulouse* 1954; **89**: 401—405

〔15〕 Labreton P, Sartre J. Les pinales, Considerees d'un point devue chimiotaxinomique. *Can J For Res* 1983; **13**:145—154

〔16〕 Florin R. The distribution of conifer and taxas genera in time and space. *Acta Horti Berg* 1963; **20(4)**:121—312

〔17〕 David K F. On the phytogeography of coniferales in the European Cennozoic. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 1967;* **3**(1): 73—101

〔18〕 Vierhapper F. Entwurf eines neuen systems der Coniferen. *Abh K K Zool−Bol Ges Wien* 1910; **5**(4): 1—56

〔19〕 张金谈. 中国松科花粉形态研究. 植物研究 1989; **9**(3): 87—95

〔20〕 Napp − Zinn K, Hu Y S. Anatomical studies on thd bracts in pinaceous female cones Ⅲ. Comparative study of (mostly Chinese) representatives of all genera. *Bot Jahrb Syst* 1989; **110**(4): 461—477

〔21〕 Hu Y S, Napp − Zinn K, Winne D. Comparative anatomy of seed scales of female cones of Pinaceae. *Bot Jahrb Syst* 1989; **111**(1): 63—85

〔22〕 Hart J A. A cladistic analysis of Conifers: preliminary results. *J Arnold Arb* 1987; **68**(3): 269—307

〔23〕 胡志昂，王洪新，阎龙飞. 裸子植物的生化系统学（一）——松科植物的过氧化物酶. 植物分类学报 1983; **21**(4): 423—432

〔24〕 Pilger R. Coniferae, in Engler A Pilger R, Die Naturlichen Pflanzenfamilien. Leipzig 1926